

Zur Homologie der unteren Geweihsprossen

Von E. von L e h m a n n, Bonn.

(Hierzu 20 Abbildungen auf Tafel III und IV)

Seit A. H. Garrod im Jahre 1877 mit seinem „Diagram of Types of Antlers“ den Anfang mit einer Homologisierung der Geweihsprossen rezenter Hirschgattungen machte, hat es bis zum heutigen Tage immer wieder neue Versuche gegeben, die einzelnen Teile der Geweihe einer Gattung zu den entsprechenden Teilen bei einer anderen Gruppe in Beziehung zu setzen. Das Hirschgeweih fordert mit seinem symmetrischen Aufbau ja auch geradezu zu schematischen Zeichnungen und Gegenüberstellungen heraus. Um die Zugehörigkeit sich entsprechender Geweihteile deutlich zu machen, hat man zu Symbolen gegriffen; zunächst waren es — bei Garrod und Brooke — nur Buchstaben, seit Pocock kamen noch Zahlen hinzu, mit denen die einzelnen Sprossen oder Stangenteile bezeichnet werden. In der grundlegenden Arbeit von Brooke (1878) wird dann auch erstmalig klar ausgesprochen, daß es sich bei den mit gleichem Symbol bezeichneten Geweihteilen um homologe Teile handeln soll. Wenn also z. B. die Augsprosse beim Rothirsch, ebenso wie die Vordersprosse beim Reh und die Innensprosse beim Virginierhirsch mit a bezeichnet wird, dann soll damit zum Ausdruck kommen, daß diese Sprossen am Geweih der Vertreter dreier verschiedener Gattungen homolog sind. Auf dieser Anschauung beruhen dann auch alle späteren Arbeiten, so vor allem von Pocock (1912, 1933) und anderen.

Nach Gegenbaur (zit. von W. Zimmermann, 1953) sind Organe homolog, die „aus der gleichen ursprünglichen Anlage hervorgehen“. Zimmermann fährt dann fort, „also Anlagen, die bei den Ahnen noch gleich waren.“ — Nun sind uns aber die tertiären Ahnen aller höher entwickelten rezenten Hirsche noch unbekannt. Zwar werden die echten Hirsche teilweise von den Pliocervinen Khomeenko's hergeleitet (Dietrich, 1938), aber wie bei den Vorfahren der einzelnen Gattungen und Arten die Anlagen für bestimmte Sprossen aussahen, wie und wo sie entstanden, ob sie bei den einzelnen Gruppen gleich oder verschieden waren, das läßt sich bestenfalls vermuten; eine auch nur annähernd sichere Aussage zu machen, ist z. Zt. noch unmöglich, und man ist immer wieder erstaunt, mit welcher Kühnheit sich alle Autoren bei der Homologisierung der Geweihsprossen über die fossilen Fundlücken hinwegsetzen. Wie schon Beninde 1937 andeutet, kann doch gerade das Hirschgeweih in seiner oft exzessiven, von funktionellen Aufgaben weitgehend entbundenen Entwicklung im freien Raum alle gene-

tisch und biologisch möglichen Konstruktionen verwirklichen. Wir wissen auch, wie viele, geradezu bizarre Formen tatsächlich verwirklicht wurden, und daß selbst nahe Verwandte, wie z. B. die beiden rezenten Damhirsche, recht verschiedene Geweihe tragen können. Dementsprechend liegt auch kein Grund zu der Annahme vor, daß sich die Geweihe aller Hirsche phylogenetisch nach dem gleichen Muster gebildet resp. verzweigt haben sollten. — Andererseits steht fest, daß gewisse, allgemeine wachstumsmechanische und statische Prinzipien immer wieder angewandt wurden (dichotome Gabelung, akzessorische Krümmung, Streben nach Balance) oder gleiche Mittel zur Vergrößerung des Geweihvolumens (Oberfläche), wie Schaufelbildung und hypertrophische Spitzenteilung. Dies berechtigt jedoch noch nicht zu dem Schluß, daß jede „entsprechende“ Sprosse in den verschiedenen Gruppen in ihrer Lage und Ausprägung nach dem gleichen Plan oder Schema entstanden ist, oder sogar auf die gleiche Anlage zurückgeht. Es handelt sich bei der Auswirkung der eben angedeuteten allgemeinen Wachstumsprinzipien ohne Zweifel zum großen Teil nur um analoge Bildungen, um Konvergenzerscheinungen, wie sie uns im Tierreich ja auf Schritt und Tritt begegnen. Hier wie da kann sich bei den Hirschen z. B. eine Kampfsprosse gebildet haben, in der Regel wird sie auch — schon aus mechanisch-technischen Gründen — relativ tief, in der Nähe der Stirn sitzen und das gleiche Aussehen haben; deshalb braucht sie aber natürlich nicht bei allen Hirschen aus ein und derselben Anlage hervorgegangen zu sein; Rothirsch, Reh und Mesopotamischer Damhirsch zeigen hier schon die verschiedenen Möglichkeiten. Noch größere Vorsicht ist bei der Beurteilung relativ funktionsloser Sprossen (wegen des schnelleren Wechsels von Ausprägung und Lage) selbst bei völliger äußerer Übereinstimmung geboten. Das phänotypische Bild am Ende einer Entwicklung verrät nicht mehr alles; andererseits gründen sich aber bisher nur auf solchen äußeren Übereinstimmungen die zahlreichen Hypothesen über die Homologie der Geweihteile, ohne daß jeweils fossiles Ausgangsmaterial zur Verfügung stand!

Bezeichnenderweise kennt die Wissenschaft auch für die einzelnen Teile des Hirschgeweihs keine international anerkannten Namen wie sonst für jeden Knochen des Skelettes. Auch daraus geht schon hervor, wie wenig beweiskräftig die bisher aufgestellten Homologiehypothesen waren.

Nun muß allerdings zugestanden werden, daß schon bei der z. Zt. möglichen, vergleichenden Betrachtungsweise manche Geweihteile den Schluß homologer Entstehung sehr nahe legen, weil sie bei der großen Mehrzahl aller bekannten Hirsche immer wieder und auch an gleicher oder ähnlicher Stelle auftreten. Es sind dies im unteren Geweihabschnitt die nach vorn gerichtete sog. Augsprosse und die fast immer stärkere, mehr nach hinten gerichtete Stange. Auch ohne Kenntnis der Ursprungsform im Einzelfalle wird man also diese beiden Elemente bei den meisten Hirschen mit hoher Wahrscheinlich-

keit homologisieren können. Wie leicht man aber schon hierbei ein Opfer von Trugschlüssen werden kann, soll weiter unten noch gezeigt werden. — Solange also kein reicheres fossiles Material zur Verfügung steht, wird man bei der Homologisierung der Geweihteile äußerste Zurückhaltung üben müssen; keinesfalls ist es zu vertreten, einzelne Geweihsprossen oder Teile mit Symbolen (Buchstaben und Zahlen) zu versehen, denn das täuscht etwas vor, was vielleicht gar nicht ist (nämlich die Homologie). Gleiche Symbole sind nur da statthaft, wo feststeht, daß auch tatsächlich — etwa anatomisch oder genetisch — gleiches vorliegt, wie z. B. bei Zähnen oder Allelen.

Es ergibt sich dann natürlich die Frage, wie man nun die einzelnen Sprossen der Hirschgeweihe benennen oder bezeichnen soll, wenn die für homologe Anlagen gebräuchlichen Symbole nicht zulässig sind. Da es also einstweilen einen allgemein anerkannten wissenschaftlichen Terminus für die einzelne Sprosse nicht gibt, und auch noch nicht geben kann, bleibt zunächst nichts anderes übrig als der Sprachgebrauch, der natürlich in einzelnen Punkten korrigiert werden muß. Die deutsche Waidmannssprache hat ja — ebenso wie die englische und französische — von altersher für die Geweihsprossen bestimmte Bezeichnungen, die sich zwar, wohlgemerkt, nur auf den Rothirsch beziehen, die man aber auch für eine Benennung der Geweihteile anderer Cerviden-Arten wird verwenden können. Es sind dies bekanntlich: vorn die Augsprosse und an der rückwärts gerichteten Stange die Eissprosse, Mittelsprosse, Wolfssprosse (nur bei den Wapitiformen des Edelhirsches) und Endgabel resp. Krone (wenn jene mehr als zwei Sprossen zeigt). Wie im folgenden zu zeigen sein wird, kommen noch einige weitere Sprossen und Bezeichnungen hinzu, vor allem bei den anderen Hirschformen. Es muß nun dem Einzelnen überlassen bleiben, wie er bei bildlichen Darstellungen die Sprossen kurz bezeichnen will. Am empfehlenswertesten dürften hier Abkürzungen mit großen Anfangsbuchstaben sein, wie etwa — in der Reihenfolge wie oben — Augspr., Steg., Eisspr., Mttlspr., Wolfspr., Endgbl., Kr. Es muß aber in jedem Falle deutlich bleiben, daß es sich nur um eine morphologische Kennzeichnung handelt, ohne daß damit eine Aussage über die Homologie (Symbole: einzelne Buchstaben und Zahlen) verbunden ist. Für die Augsprosse kann, wenn sie ganz unten sitzt, auch der Ausdruck Basalsproß Anwendung finden, bei dem geringsten Zweifel sollte man Vordersproß sagen (z. B. beim Reh), ebenso Rücksproß oder Sporn (Damhirsch, Ren) bei einzelnen Enden an der Rückseite der Stange.

Es sollen nun die unteren Sprossen der einzelnen Gattungen kurz besprochen werden.

Wenn wir mit den Plesiometakarpalen oder Kurzballigen anfangen und unter diesen zunächst die ursprünglichen Formen herausgreifen, dann wäre zuerst die Gattung *Axis* zu nennen. 95 Abwurfstangen aus Bengalen wurden untersucht, die schon das Sechsenderstadium erreicht hatten. Davon zeigten

65 im unteren Abschnitt die typische Gliederung in Augsprosse und Stange; 30 hatten außerdem — angedeutet (6 Stück) oder ausgeprägt (24 Stück) — eine weitere Basissprosse, die als Winkelsprosse oder Winkelsproß bezeichnet werden soll. Sie entspringt, ebenso wie Augsprosse und Stange, der Geweihbasis und zwar auf der Innenseite, genau im Winkel zwischen diesen beiden beherrschenden Geweih-elementen. Da sie überwiegend (nicht ausschließlich) erst bei älteren, stärkeren Hirschen auftritt und rudimentär ist, zeigt sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der Eissprosse des Edelhirsches, steht jedoch nicht außen an der Stange, wie diese, sondern im inneren Winkel. Dieser Sproß, der also meist von Augsprosse und Stange unterdrückt wird, kann auch von einem dieser Nachbarn „mitgerissen“ werden, erscheint dann also als kleine Spitze etwas oberhalb des Winkels an der Stange oder an der Augsprosse, bei fortgeschrittener Auflösung sogar an beiden (Abb. 1 b). — Über den Ursprung und die Entwicklung dieses überall im Schwinden begriffenen Winkelsprosses wissen wir nichts, da er jedoch bei fast allen rezenten Hirschen dieser Gruppe auftritt, wird man hier eine ursprüngliche Dreiteiligkeit (Trichotomie) der Geweihbasis, wie sie schon 1939 von Baron Bachofen-Echt für den Rothirsch angenommen wurde, vermuten dürfen. Es soll weiter unten darauf noch näher eingegangen werden. —

Die Gattung *Rusa* zeigt ebenfalls diese dritte Basissprosse. Von 792 untersuchten Abwurfstangen von jüngeren bis sehr starken Sambar-Hirschen (*Rusa unicolor*) aus Bengalen hatten noch 16 (= 2 %) die mehr oder weniger in Rückbildung begriffene Winkelsprosse und zwar wiederum sowohl im Winkel zwischen Augsprosse und Stange als auch an eine dieser beiden angelehnt (Abb. 2) Die Inselvertreter dieser Gattung im Osten des Verbreitungsgebietes zeigen diesen rudimentären Sproß noch häufiger. 1036 Stangen von *Rusa timorensis macassaricus* aus Süd-Celebes wurden untersucht (ich möchte an dieser Stelle nochmals Herrn H. Wingen-Solingen für die großzügige Bereitstellung des Materiales danken); von ihnen hatten 153 den Winkelsproß oder deutlich erkennbare Reste (= 15 %) (Abb. 3). Es sei hier auch erwähnt, daß die Abbildung in Brooke's Arbeit über die Philippinen-Hirsche (1877) den *Rusa philippinus* von der Insel Luzon mit beiderseits deutlichen Winkelsprossen zeigt.

Über die Schweinshirsche der Gattung resp. Untergattung *Hyelaphus* kann mangels Material hier leider nichts angegeben werden. —

Auch bei den in der Regel achtendigen Hirschen der Gattung resp. Untergattung *Sika* kommt ein Winkelsproß noch gelegentlich rudimentär vor (Abb. 4). Von 101 untersuchten Stangen zeigen ihn 29. Das Verhältnis dürfte also wohl dem beim *Axis* gefundenen etwa entsprechen.

Wenn wir nun zu der — in der Geweihentwicklung noch weiter fortgeschrittenen — Gattung der Edelhirsche (*Cervus*) kommen, dann tritt uns bei ihnen im unteren Abschnitt des Geweihes eine weitere Sprosse entgegen,

die die bisher besprochenen Hirsche nicht kennen, und die auch ein nur dieser Gattung zukommendes Merkmal ist: die Eissprosse. Wie schon erwähnt, sitzt sie unten an der Stange, von vorn gesehen schräg oberhalb der Augsprossen, da diese bei den Edelhirschen meist etwas zueinandergekehrt und nach innen gerückt sind. Schon Pocock (1912) fiel diese Lage auf, so daß er die Eissprosse für die unterste Sprosse der Stange hält. Er widerlegt damit die schon zu seiner Zeit in der Literatur (Garrod, 1877; Brooke, 1878; Weber, 1904) und neuerdings wieder in der deutschen Jagdpresse (Pirsch, 1950, p. 694) vertretene Ansicht, daß es sich bei der Eissprosse um eine Verdoppelung der Augsprosse handle und bringt Abbildungen von Kolbenhirschen, bei denen der Beginn der Eissprosse stets außen an der Stange und nicht an der Augsprosse zu sehen ist.

Die Eissprosse tritt bei den west-paläarktischen Vertretern des Edelhirsches oft nur noch rudimentär auf, erscheint dementsprechend auch heterochron, d. h. spät in der individuellen Entwicklung des Tieres, und wird auch ähnlich der Winkelsprosse oft ein Stück von der Stange „mit hinaufgenommen“. Im Gegensatz zum Winkelsproß geschieht dies jedoch bezeichnenderweise niemals am Augsproß (die in sehr seltenen Fällen, und dann meist an der Unterseite der Augsprossenspitze anzutreffenden kleinen Sprossen sind hypertrophische Spitzengabelungen der Augsprosse, die gleichzeitig mit voll entwickelten Eissprossen bei sehr starken oder mit Mastfutter ernährten Hirschen auftreten). Damit findet die Ansicht von Pocock eine weitere Stütze („... the bez-tine arises, not from the brow-tine at all, but from the beam. It is, in fact, the basal or proximal tine of the posterior branch of the antler“, l. c. p. 777). Ob die Eissprosse jedoch tatsächlich an der Stange, oder aber neben dieser aus der Geweihbasis ihren Anfang nahm, ist mangels fossiler Funde heute noch nicht zu entscheiden. Es sei nur auf eine Beobachtung an den Stangen stärkerer Rothirschspießler hingewiesen: In der Kollektion des Museums A. Koenig-Bonn gibt es mehrere starke Rothirschspießler, deren Stangen sich nach oben nicht regelmäßig konisch verjüngen, sondern die aus einem merkwürdigen, unregelmäßigen Gebilde, wie aus einer Manschette innen herauswachsen. Diese Manschette zeigt wulstartige Verdickungen, einmal vorn an der Basis und außerdem etwas höher außen. In beiden Fällen kann man von Knöpfen sprechen (Abb. 5), und es liegt nahe, hier an die Ursprungsformen der Aug- und Eissprosse zu denken. Sie wären demnach nicht aus symmetrischen (dichotomen) Stangengabelungen entstanden, sondern alte Elemente einer ursprünglichen, mehrspitzigen, flachen Geweihbasis, auf die beim Damhirsch noch näher eingegangen werden soll. — Die Meinung, die Eissprosse hinge irgendwie mit der Augsprosse zusammen, ist wahrscheinlich dadurch entstanden, daß diese beiden Sprossen bei alten, starken Wapiti-Hirschen nah' nebeneinander stehen und so den Eindruck erwecken, als ob sie zusammengehörten („wie aus einer Wurzel“).

Tatsächlich steht die Eissprosse beim jungen Wapiti ebenso hoch wie beim Rothirsch, und bei älteren Hirschen dieser Gruppe auch durchaus nicht immer so tief, daß sie neben die Augsprosse gerät.¹⁾ Dies zeigen z. B. die beiden lebenden Vertreter aus Asien und Nordamerika im Berliner²⁾ resp. Kölner Tiergarten (Abb. 6, 7) (s. auch Lydecker 1898, Abb. 27 bei p. 106). Vielleicht hängt der tiefe Sitz der Eissprosse mit dem Streben nach einer gewissen Balance zusammen, verlagert sich doch beim starken Wapiti das Gewicht des Geweihs durch das Wachstum in nur einer Ebene im Laufe des Lebens immer mehr nach rückwärts, so daß eine schwere, nach vorn ragende Eissprosse ein gutes Gegengewicht bedeutet. —

Außer Augsprosse, Eissprosse und Stange finden wir beim Edelhirsch im unteren Geweihabschnitt auch noch gelegentlich den Winkelsproß (Abb. 8), meist allerdings nur noch durch eine innen zur Eissprossenwurzel parallel laufende Leiste an der Stange oder eine kleine Erhöhung angedeutet. Unverständlicher Weise ist dieser rudimentäre Sproß von früheren Autoren einfach übergangen worden, obgleich er sogar in der klassischen Arbeit von Pocock 1933 (l. c. p. 405, Fig. G) deutlich abgebildet wird (s. auch die Abbildung des Shou in Lydecker 1898, p. 89!). Eissprosse und Winkelsproß ist also zweierlei, und dementsprechend kann man nicht den Eissproß einer Hirschgruppe mit dem Winkelsproß einer anderen homologisieren, wie es gelegentlich geschieht, zumal wir über die Entstehung dieser Sprossen nichts wissen. Es sei hier jedoch darauf hingewiesen, daß Stehlin 1937 zahlreiche Abwürfe und Geweihe des miocänen Hirsches *Stephanocemas elegantulus* abbildet, die eine „basale Expansion“ zeigen, d. h. sie bestehen in niedrigen, sehr variablen „Geweihauflagen“ auf dem Rosenstock. Diese Geweihplatten zeigen nun nach allen Richtungen gehende „Zinken“, von denen jedoch die nach vorn und nach hinten abzweigenden die Tendenz zeigen, zu dominieren, während kleinere nach außen und nach innen gehen!

Mangels Material kann hier auf den Geweihaufbau des Weißlippenhirsches (*Cervus albirostris*) nicht näher eingegangen werden. Bekanntlich ist bei ihm bisher keine Eissprosse beschrieben worden. Dies mag mit der sagittalen Abflachung der Stangen zusammenhängen, zeigt aber auf jeden Fall wieder deutlich die verschiedenen Wege, die selbst relativ nah verwandte Formen gegangen sind.

¹⁾ Nach einer allgemein gültigen Regel zeigt jede Sprosse die Tendenz im Laufe der individuellen Geweihfolge an der Stange „hinabzurutschen“, d. h. die gleiche Sprosse sitzt beim jungen Hirsch höher an der Stange als später, wenn derselbe Hirsch sein 8. oder 10. Geweih trägt. Besonders auffällig ist diese Erscheinung z. B. bei der Mittelsprosse des Rothirsches. Dasselbe zeigt Thénius (1958) bei *Megaceros*.

²⁾ Herrn Prof. Dr. Dathé bin ich für photographische Aufnahmen und freundliche Hilfe zu großem Dank verpflichtet.

Dasselbe gilt, wie oben schon angedeutet, für die beiden rezenten Damhirsche (Gattung *Dama*), von denen der europäische Damhirsch außer einer tief sitzenden, zur starken Kampfzweige entwickelten Augsprosse meist noch einen rudimentären Winkelsproß (von 62 untersuchten Schauflerstangen — also älteren Hirschen — aus Mecklenburg hatten ihn 41) (Abb. 9) und fast immer den hoch sitzenden Mittelsproß zeigt. Der Mesopotamische Damhirsch hat demgegenüber einen schwachen, rückgebildeten Basalsproß, ab und zu einen kleinen Winkelsproß und darüber einen tief „heruntergerutschten“, stark ausgeprägten Mittelsproß, der bei älteren Hirschen meist noch mit einer exzessiven Innenschaufel den Winkel zur Stange ausfüllt (Haltenorth 1958, p. 435—437). Ms. Bate (1937) stellt in ihrer verdienstvollen Arbeit über die eiszeitlichen Säugetierreste in Palästina zwei verschiedene Geweihtypen des Mesopotamischen Damhirsches fest: Den älteren Typ mit sagittal abgeplatteter Geweihbasis und einer ebenso abgeflachten starken und langen Basalsprosse (ihr sitzt am proximalen Ende noch ein kleiner, vielleicht als Winkelsproß zu deutender Fortsatz auf). Außerdem besitzt er einen wesentlich höher sitzenden schwachen, weiteren Vordersproß. Bei dem zweiten, jüngeren Typ sehen die unteren Geweihteile wie beim rezenten Mesopotamier aus. Den älteren Typ kennen wir heute nicht mehr. Es hat aber demnach noch zur Zeit des Menschen drei ganz verschiedene Geweihtypen gegeben (von älteren Formen, wie *D. somonensis* ganz abgesehen), deren einzelne Teile im unteren Abschnitt vielleicht gerade noch deutbar, deren Entstehung aber ganz und gar unklar ist! Gerade der Damhirsch bietet hierfür ein gutes Beispiel: Stehlin weist nach älteren Autoren 1937 erneut auf das merkwürdige Gebilde hin, das beim rezenten europäischen Damspieß der Rosenstock aufliegt und das mit seinen wulstigen, flachen Ausläufern neben dem Spieß an die Geweihplatten der oben erwähnten Hirschgattung *Stephanocemas* und hier insbesondere an *St. thomsoni* erinnert, der „den hinteren Teil der Geweihplatte weiter und üppiger ausbreitet“. Die Abb. 10 und 11 zeigen einen normal entwickelten Damspieß aus Mecklenburg, bei dem der typische, nach hinten ragende Zipfel der Geweihplatte gut zu erkennen ist. Das Merkwürdige und vielleicht Bezeichnende an diesen wulstigen Fortsätzen neben dem Spieß ist nun aber, daß sie bei der weiteren Geweihentwicklung keine Auskunft darüber geben, welchen Geweihsprossen sie etwa homolog sind! Wird der hintere Fortsatz „eingeschmolzen“ und geht ganz in der Stange auf, oder rückt er später nach innen, wie es im hier vorliegenden Material auch einmal vorkommt, und bildet später mit dem anderen Knoten den Grundstock für Winkel- und Augsprosse? Es hieße nur neue, unbewiesene Hypothesen aufstellen, wenn man diesen Vermutungen nachginge. Auf jeden Fall scheint hier eine alte Entwicklungsstufe festgehalten zu sein, die auch noch andere Wege der Evolution als den der zweiteiligen Spitzengabelung (Dichotomie) erkennen läßt.

Selbstverständlich soll mit diesen Hinweisen auf tertiäre Cervulinen nicht gesagt sein, daß diese als Ahnen unserer rezenten Cerviden zu betrachten sind; sie zeigen jedoch außer der Dichotomie noch andere Möglichkeiten der primären Geweihverästelung, die man auch bei den echten Hirschen nicht außerachtlassen dürfen, wie schon Baron Bachofen - Echt 1941 nachdrücklich betont hat.

Mit den rezenten Damhirschen wurde früher die erloschene Riesenhirschgattung *Megaceros* wegen gewisser Geweihähnlichkeiten zusammengebracht (englisch = Giant fallow deer), obwohl — abgesehen von anderen Abweichungen — auch die Stirnwaffen dieser Hirsche, zumindest in ihrem stammesgeschichtlich alten, unteren Abschnitt, bei näherem Zusehen deutliche Verschiedenheiten zeigen: Der Winkelsproß fehlt diesem Riesenhirsch, und der beim europäischen Damhirsch zur Kampfwanne entwickelte Augsproß ist zu einem degenerierten Anhängsel geworden mit hypertrophischer Abplattung bis zu „tellerartigen“ Gebilden oder mit schwacher Spitzengabelung bei anderen Arten. Die gleiche Erscheinung kennen wir bei rezenten Hirschen ja auch beim Ren (s. u.) sowie bei den fossilen Riesenhirschen aus Thüringen und dem ostenglischen Forest-Bed, die Kahlke (1952) in der Gattung *Dolichodoryceros* zusammenfaßt. Diese Hirsche zeigen ebenfalls einen verkümmerten, tief sitzenden und „löffelförmig“ verbreiterten Augsproß, gewissermaßen nur ein Augsproßanhängsel an der Rose.

Bei den Zackenhirschen der Gattung *Rucervus* finden wir beim Barasingha (*R. duvauceli*) (Abb. 12) und beim Leierhirsch (*R. eldi*) zwischen Augsprosse und Stange wieder den Winkelsproß resp. Reste davon, meist in einen dieser Hauptäste einbezogen oder auch in mehrere kleine Zacken aufgelöst, wie es vor allem bei starken Leierhirschen die Regel zu sein scheint (Abb. 13). Die hier vorliegenden und sonst bekannt gewordenen wenigen Stangen des Schomburgk-Hirsches (*R. schomburgki*) zeigen dagegen keine Spur eines Winkelsprosses. Es muß jedoch auf die Abbildung bei Blyth (1863) hingewiesen werden, die eine Stange des Schomburgk-Hirsches mit aus der Basis herauswachsender und rückwärts innen an die Stange gelehnter wohl ausgebildeter Sprosse zeigt, die etwa ein Drittel der Länge der Augsprosse hat, die ja beim Schomburgk-Hirsch besonders lang ist. Die Sprosse macht nicht den Eindruck eines Zufallproduktes, sondern erinnert an manche nach hinten geneigte Winkelsprossen beim Celebes-Hirsch.

Zum Abschluß der Plesiometarkarpalen sei der Milu (*Elaphurus davidianus*) angeführt, der ja schon einige Eigentümlichkeiten mit manchen Vertretern der nächsten Gruppe, den Telemetarkarpalen gemeinsam hat. Sein Geweih hat von jeher allen ordnungsliebenden Beschreibern großes Kopfzerbrechen bereitet, weil es sich so schwer in ein System bringen läßt, und die sog.

Homologie zu den Sprossen anderer Hirsche nur mit leichter Gewaltanwendung erzwungen werden kann. Nachdem Garrod 1877 noch ehrlich bekannte „The antlers of *Elaphurus davidianus* are at present quite beyond my comprehension“, homologisiert Pocock (1912) auf Grund von Beobachtungen am Kolbenwachstum den stärkeren vorderen Ast der bekanntlich hoch einsetzenden Stangengabelung mit der Augsprosse, den nach hinten ragenden schwächeren mit der Stange der anderen Hirsche. Brooke hatte 1878 die Teile oberhalb des Gabelpunktes der Stange einfach als vorderen und hinteren Gabelast oder Zweig (branch) bezeichnet und weist mit Recht auf die vielen Enden des vorderen Astes hin. Da diese zahlreichen Verzweigungen des vorderen und stärkeren „Astes“ oft rudimentären Charakter haben (s. Abb. bei Lydekker 1893, p. 235), erscheint auch die Auffassung, diesen ganzen dominierenden Geweihteil mit der Basal- oder Augsprosse zu homologisieren, reichlich gezwungen. Wenn wir dem bisherigen Sprachgebrauch folgend den stärkeren Teil der aufstrebenden Geweihelemente als Stange bezeichnen, dann hat der Milu eine Stange, von der in einer bestimmten Höhe nach rückwärts ein Teil abzweigt. Aug-, Winkel- und Eissprosse fehlen; zur Homologie läßt sich überhaupt nichts sagen (Abb. 14).

Die Telemetakarpalen oder Langballigen sind eine noch weniger geschlossene Gruppe als die bisher besprochenen Hirsche, und es verbindet sie auch nur die Eigenart des Fußknochenbaues, dessen systematische Bedeutung gegenüber anderen Kennzeichen jedoch zweifellos zu hoch eingeschätzt wird.

Das Ren (*Rangifer tarandus*) steht ganz abseits, als einziger rezenter Hirsch mit geweihtragenden Weibchen. Die unteren Geweihteile sind ebenfalls einmalig — die Augsprosse hängt zwar, ähnlich wie bei manchen *Megaceros*-Formen als abgeplattetes spitzengegabeltes Exzessivgebilde unten an der Rose, nimmt hierbei aber eine mehr oder weniger vertikale Stellung ein und ist deutlich im Rückschritt begriffen, so daß sie oft nur noch als kleiner Zacken auftritt (Abb. 15) oder ganz fehlt. Schräg darüber steht mehr außen ein ebensolcher Sproß, den man als Mittelsproß bezeichnen kann, da außer ihm keine weiteren Enden — außer dem Rücksproß — bis zur Geweihspitze vorhanden sind. Es ist jedenfalls kein Grund ersichtlich, warum man diese Stangenabzweigung mit dem Eissproß der Edelhirsche homologisieren sollte. Die ältesten bekannten Renfunde unterscheiden sich nicht von den rezenten Formen; über die anschließenden Vorfahren wissen wir nichts.

Beim Elch (*Alces alces*) wird ganz allgemein der vordere Teil der Schaufel resp. der nach vorn zeigende Sproß beim Stangenelch mit der Aug- oder Basalsprosse der weiter oben besprochenen (pleiometakarpalen) Hirsche homologisiert, ungeachtet der Tatsache, daß beim Elch diese Verzweigung

erst relativ hoch an der Stange stattfindet. Ein Geweih aus einem Mecklenburgischen Torfmoor im Museum A. Koenig-Bonn zeigt jedoch unmittelbar über den Rosen je eine starke, rudimentäre Basalsprosse (Abb. 16). Eine noch stärkere Basalsprosse zeigt die diluviale Elchschaufel aus Mosbach auf Seite 139 (Abb. 126, links auf dem Tisch liegend) in „Waidwerk der Welt“ (1938). Außerdem konnte in der Geweihsammlung des Herrn Artur Müller in Honnef/Rhein ein starker Stangenelch aus dem östlichen Mitteleuropa mit beiderseits starken, rudimentären Basalsprossen ermittelt werden. Man wird diese Gebilde um so weniger als Zufallsprodukte abtun können, als entsprechende Erscheinungen auch bei anderen langballigen Hirschen auftreten und bisher übersehen oder nicht beachtet wurden (s. u.). Es sei hier auch daran erinnert, daß nach Kahlke (1955) die Schaufeln der altpleistozänen Rieseneleche, die als Vorfahren der rezenten Elche anzusehen sind, „noch nicht in Vorder- und Hinterschaukel gegliedert“ waren. Es sind dies zumindest weitere Hinweise darauf, wie wenig eine vorschnelle „Homologisierung“ zur Klärung der Zusammenhänge beiträgt.

Bei den Neuwelthirschen der Gattung *Odocoileus* wird einhellig der rudimentäre Sproß an der Innenseite der Stange ein Stück oberhalb der Rose mit dem Augsproß der Edelhirsche gleichgesetzt. Pocock begründet dies 1912 in einer besonderen Arbeit, in der er das Kolbenwachstum des Virginierhirsches (*O. virginianus*) darstellt und die Übereinstimmung mit dem nur wenig abweichenden Bild beim „Schieben“ der Altwelthirsche betont. Demgegenüber bildet Hamilton jr. (1939 p. 78) das Kolbenwachstum eines Maultierhirsches (*O. hemionus*) ab und zeigt, daß sich der Innensproß erst später, nach der Vergabelung des oberen Geweihteiles bilden kann, d. h. er erscheint heterochron. Das gleiche kennen wir auch von den unteren Sprossen beim Ren. Dies würde nun zwar grundsätzlich nicht gegen eine Homologie mit der Augsprosse der Edelhirsche sprechen, zeigt aber, wie wenig aufschlußreich unter Umständen auch der zeitliche Ablauf des Kolbenwachstums sein kann. Ganz entschieden gegen eine solche Gleichstellung spricht jedoch die bisher anscheinend übersehene Tatsache, daß sowohl der Virginier als auch der Maultierhirsch bisweilen noch ausgeprägte Basalsprossen vorn unmittelbar über der Rose entwickeln. Leopold (1954) bildet in einem ganz anderen Zusammenhang zwei Virginierstangen aus Mexiko mit solchen Sprossen ab, und im Direktionszimmer des Zoologischen Gartens Köln hängen z. Zt. auch je ein starker Virginier und Maultierhirsch mit ausgeprägten Basalsprossen (Abb. 17 u. 18) (Herrn Zoodirektor Dr. Windecker danke ich auch an dieser Stelle für die Genehmigung zum photographieren und alle dabei geleistete Hilfe). Es ist als sicher anzunehmen, daß größere Aufsammlungen, die z. Zt. leider nicht zur Verfügung stehen, weitere Nachweise er-

bringen würden.¹⁾ Damit erledigt sich auch hier eine immer wieder aufgestellte Hypothese, wonach der Innensproß bei *Odocoileus* dem Augsproß bei *Cervus* gleichzusetzen sei, denn man wird allenfalls den Basalsproß mit dem Augsproß vergleichen können. Ob sie indessen homolog sind, ist auch in diesem Falle völlig ungewiß.

Den Innensproß und zusätzlich einen, in vielen Fällen schon gänzlich zurückgebildeten Aug- oder Basalsproß kennen wir auch noch bei den altpleistozänen Steppenhirschen der Gattung *Orthogonoceros*, über deren Geweihe Kahlke (1956, 1958) nach den Funden in Süßenborn und Voigtstedt i. Thür. berichtet. Kahlke bezeichnet den Innensproß als Eissproß und zitiert andererseits Azzaroli (1953), der diese beiden Sprossen des Steppenhirsches „small lower“ und „longer upper basal tine“ nennt. Sehr wichtig ist jedoch die grundsätzliche Feststellung Azzaroli's (zit. von Kahlke): „First of all, a strict homologizing with the brow and bez tine of the red deer is not possible. The antlers of *Megaceros* (= *Orthogonoceros* Kahlke, d. Verf.) are built on a peculiar plan, very different from that of *Cervus* ...“ (Sperrung vom Verf.) Damit wird genau der Standpunkt umrissen, der auch unseren Ausführungen, ganz allgemein, zugrunde liegt.

Der Vordersproß des Rehes (Gattung *Capreolus*), schließlich, wird, wie man nach dem Vorgegangenen nicht anders erwarten kann, in der Literatur auch meist der Homologisierung zum Opfer gebracht. Er soll dem Aug- oder Basalsproß der anderen Hirsche entsprechen. Diese Auffassung ist um so unverständlicher, als alle Angehörigen dieses Formenkreises einen weiteren, tiefer sitzenden Sproß zeigen können, den „Subbasalsproß“ oder Innensproß.

Es seien hier außerdem noch drei Fälle angeführt, die — nota bene — in zahlenmäßig nicht sehr großem fossilem Material einen Sproß vorn über der Rose zeigen: 1. Fig. 18 bei Cuvier (1823 p. 106) aus dem Torf der Somme, 2. das Stangenbruchstück aus Süßenborn i. Thür. (Kahlke, 1956, Teil I, Tafel 31, Süß. 5776) und 3. das von Hermann (1908 p. 95 u. Tafel VIII) abgebildete linke Stangenfragment aus dem Kreise Schwetz/Weichsel. Wie weit dies der Innensprosse homologe Bildungen sind, kann nicht entschieden werden, es ist jedoch zu bedenken, daß die pliozänen Geweihstangen aus Pikermi in Attika (*Cervus pentelici*), die vielleicht als ursprüngliche Rehgehörne betrachtet werden können, nach Dames (1883) eine „starke Drehung der unteren Sprosse zur zweiten um 90°“ aufweisen. Horizontale Verschiebungen an der Stange sind also auch denkbar.

¹⁾ Inzwischen konnte ich in den Zool. Staatssammlungen in München mit freundl. Genehmigung von Herrn Dr. Haltenorth drei weitere Fälle von ausgeprägten Basalsprossen bei Neuwelthirschen ermitteln. Es sind dies der Sumpfhirsch (*Odocoileus dichotomus*) Nr. 1949/1242, der Chilenische Andenhirsch (*Hippocamelus bisulcus*) Nr. 1949/1354 und der Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*) Nr. 1955/33. Weiterhin zeigt die Abbildung des Weltrekordgeweihees vom Maultierhirsch und ferner von einem Virginier ebenfalls Basalsprossen (s. *Outdoor Life*, New York, Vol. 123, No. 5, 1959, resp. *Bull. New York Zool. Soc.*, Vol. XXXII, No. 1. 1929).

Der Innensproß ist beim Reh zwar nur noch selten und dann meist rudimentär vorhanden (Abb. 19 u. 20) (s. auch die Abbildungen in „Waidwerk der Welt“, 1938, Nr. 3 u. 9 p. 441; Nr. 8, 11 u. 14 p. 442; Nr. 23, 25 u. 27 p. 443; Nr. 39 u. 43 p. 444 und Nr. 59 p. 445), kommt aber beim Sibirischen Reh doch noch ziemlich regelmäßig an der Innenseite der Stangen vor. Diese Innensprosse des Rehes ist in der Literatur wiederholt besprochen oder abgebildet worden, zuerst (nach R. Hermann) wohl von G. Rörig (1896, p. 16), dann ausführlich von Heck (1897), der schon auf die Übereinstimmung dieser Sprosse nach Lage und Ausprägung mit der Innensprosse der Neuwelthirsche hinweist. Es folgen A. Rörig (1900, Fig. 20), R. Hermann (1908), Brehm's Tierleben (1920, IV, p. 61), v. Raesfeld (1923, Fig. 87), v. Kapherr (Dt. Jägerztg. 1924, 81, Fig. 17) und schließlich A. Jacobi, der 1932 schreibt: „Hier (beim südamerikanischen Pampashirsch, d. Verf.) vermißt man eine Besonderheit, die *Capreolus* nicht selten aufweist, nämlich den Subbasalsproß, der sich unter dem Vordersproß von der Stange abzweigt, aber nicht nach vorn, sondern nach innen und mehr oder weniger steil nach oben gerichtet ist. Dieser Adventivsproß nimmt den Abstand von der Rose nach den Platz eines Augensprosses ein, läßt sich aber wegen der ganz untypischen Verschiebung seines Ursprungs nicht gut dazu homolog sein. Der Subbasalsproß ist aber regelmäßig vorhanden bei der weitverbreiteten Formenreihe des Virginischen Hirsches (*Odocoileus Rafin.*) ... Beim Westreh geht der Subbasalsproß selten über eine Andeutung durch eine besonders stark entwickelte Perle hinaus, aber bei *pyargus pyargus* ist er verhältnismäßig häufig und an beiden Seiten voll ausgebildet anzutreffen (Abb.) ...“ Es kann übrigens ergänzend hierzu gesagt werden, daß sich dieser Subbasal- oder Innensproß doch gelegentlich auch beim Pampashirsch findet (s. Pocock, 1933, p. 395 und Abb. E), außerdem konnte ich ihn in drei Fällen beim Sumpfhirsch (*Odocoileus dichotomus*) in den Zool. Staatssammlungen in München feststellen.

Jacobi lehnt also die Homologisierung selbst dieser Innensprosse mit dem Augsproß anderer Hirsche ab. Dasselbe tat schon Lydekker 1898, als er Brooke's Auffassung, der von Gray 1872 beschriebene Subbasalsproß des Virginiers sei der Augsprosse homolog, zurückwies (l. c. p. 246). Es hat also niemals an Stimmen gegen eine allzu oberflächliche Homologisierung der Geweihsprossen gefehlt.

Zusammenfassung

Die bisherigen Versuche, die Geweihsprossen aller bekannten Hirsche zu homologisieren, können nicht überzeugen, weil wesentliche Voraussetzungen fehlen. Denn

1. sind die primitiven tertiären Ahnen aller höher entwickelten Hirsche unbekannt. Außerdem sind
2. in den vorliegenden Arbeiten rudimentäre Geweihsprossen teils übersehen, teils übergangen worden.
3. Ist die allen schematisierenden Darstellungen zugrundeliegende dichotome Spitzengabelung nicht das einzige bekannte Prinzip der Verzweigung basaler Geweihabschnitte, und
4. sind Analogien (Konvergenzerscheinungen) unberücksichtigt geblieben.

Die Anwendung gleicher Symbole für sich entsprechende Sprossen ist daher so lange irreführend, wie ein Beweis für die Homologie fehlt. Eine solche kann einstweilen nur für die Augsprosse (Basalsprosse) und für die Stange bei der Mehrzahl der Hirschgeweihe vermutet werden.

Es wird vorgeschlagen, die Sprossen so zu benennen, daß unter Zugrundelegung des Sprachgebrauches (Waidmannssprache) der Sitz der betr. Sprosse klar erkennbar ist.

Literatur

- (1) Azzaroli, A.: Revisione della fauna dei terri fluvio-lacustri del Valdarno superiore. III: I cervi fossili della Toscana con particolare riguardo alle specie Villafranchiane. Palaeontogr. ital. Pisa, 43, 1948.
- (2) ders.: The Deer of the Weyborn Crag and Forest Bed of Norfolk. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geology 2, Nr. 1, London 1953.
- (3) Bachofen-Echt, Baron v.: Die fossilen Geweihe von *Cervus elaphus* und ihre Beziehungen zu den lebenden Formen. Paläont. Ztschr., Berlin, 21, 1939.
- (4) ders.: Die Geweihe von *Cervus elaphus* aus Hudsheim a. d. Donau, mit Bemerkungen über die Geweihbildung. Paläobiologia, Wien, VII, 1942.
- (5) Bate, D. M. A.: The Stone Age of Mount Carmel, Vol. I, Part II, Oxford 1937.
- (6) Beninde, J.: Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Leipzig 1937.
- (7) ders.: Über die Edelhirschformen von Mosbach, Mauer und Steinheim a. d. Murr. Paläont. Ztschr., 19, 1937.
- (8) ders.: Die Krone des Rothirschgeweihes. Ztschr. f. Säugetkde., 15, 1940.
- (9) Blyth, E.: On Some Horns of Ruminants. Proceedings Zool. Soc., London 1863.
- (10) Brehm's Tierleben, Säugetiere IV, 1920
- (11) Brooke, V.: On the Deer of the Philippine Islands. Proceedings Zool. Soc. London 1877.
- (12) ders.: On the Classification of the Cervidae. Proceedings Zool. Soc London 1878.

- (13) Cuvier, G.: Recherches sur les ossements fossiles. Paris 1823.
- (14) Dames, W.: Hirsche und Mäuse von Pikermi in Attika. Ztschr. Dt. Geol. Ges. XXXV, 1883.
- (15) Dietrich, W. O.: Zur Kenntnis der oberpliozänen echten Hirsche. Ztschr. Dt. Geol. Ges., 90, 1938.
- (16) Dombrowski, R. v.: Die Geweihbildung der europäischen Hirscharten. Wien 1884.
- (17) Garrod, A. H.: Notes on the Visceral Anatomy and Osteology of the Ruminants. Proceedings Zool. Soc. London 1877.
- (18) Haltenorth, Th.: Der geheimnisvolle Mesopotamier. Wild u. Hund, 60, 23, 1958.
- (19) Hamilton jr., W. J.: American Mammals. New York u. London 1939.
- (20) Heck, L.: Das Tierreich II. Neudamm 1897.
- (21) Hermann, R.: Die Rehgehörne der Geol.-paläont. Sammlung des Westpr. Provinzialmuseums in Danzig. Schriften d. Naturforschd. Ges. Danzig, NF 12, 1908.
- (22) Jacobi, A.: Kranimetrische Untersuchungen und stammesgeschichtliche Ableitung der Rehe. Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaft., 67, 1932.
- (23) Kahlke, H.-D.: Großsäugetiere im Eiszeitalter. Leipzig/Jena 1955.
- (24) ders.: Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar. I und II, Berlin, 1956.
- (25) ders.: Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Tonen von Voigtstedt bei Sangerhausen. Teil I, Berlin 1958.
- (26) Leopold, A. S.: Dichotomous forking in the antlers of White-tailed deer. Journ. Mam. 35, Nr. 4, 1954.
- (27) Lyddeker, R.: The Deer of All Lands. London 1898.
- (28) Pocock, R. J.: On Antler-Growth in the Cervidae. Proceedings Zool. Soc. London 1912.
- (29) ders.: The Homologies between the Branches of the Antlers of the Cervidae based on the Theory of Dichotomous Growth. Proceedings Zool. Soc. London 1933.
- (30) Rörig, G.: Die Geweihsammlung der Kgl. Landw. Hochschule Berlin. Neudamm 1896.
- (31) Rörig, A.: Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, X, 6. Leipzig, 1900.
- (32) Stehlin, H. G.: Bemerkungen über die miozänen Hirschgenera *Stepanocemas* und *Lagomeryx*. Verh. Naturforschd. Ges. Basel, 48, 1937.
- (33) Thenius, E.: Geweihjugendstadien des eiszeitlichen Riesenhirsches, *Megaceros giganteus* (Blum.), und ihre phylogenetische Bedeutung. Acta Zool. Cracoviensia, Bd. 2, Nr. 30, vom 31. III. 1958.
- (34) Waidwerk der Welt. Berlin 1938.
- (35) Weber, M.: Die Säugetiere, 1904.
- (36) Wurmbach, H.: Lehrbuch der Zoologie. Stuttgart 1957.
- (37) Zimmermann, W.: Evolution. Freiburg/München 1953.